昆虫学报 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

http://www.insect.org.cn doi: 10.16380/j.kexb.2019.01.012

黑胸散白蚁下唇腺的解剖和扫描电镜观察

王 怡1,嵇保中1,*,刘曙雯2,*,徐立军1,熊佳新1

(1. 南京林业大学林学院, 南方现代林业协同创新中心, 南京 210037; 2. 南京中山陵园管理局, 南京 210014)

摘要:【目的】通过研究黑胸散白蚁 Reticulitermes chinensis 下唇腺解剖构造及其在不同品级个体间的分化,为进一步探索口交哺和品级分化机制提供参考。【方法】通过显微解剖观察,了解黑胸散白蚁下唇腺的形态构造及其在不同品级个体间的分化;通过扫描电镜观察,了解下唇腺的结构及神经支配;通过饮水实验,研究工蚁饮水及下唇腺囊的贮水功能。【结果】黑胸散白蚁下唇腺是左右对称结构,每侧构造由一个下唇腺腺泡群、一个下唇腺囊及相关的导管组成。每侧导管分别开口于舌基部下方。蚁后的下唇腺最发达,在下唇腺大小、下唇腺囊大小、腺泡大小及腺泡数量4方面均显著高于其他品级个体;兵蚁、工蚁、有翅成虫的下唇腺也较为发达,相互之间这4个参数的差异性不显著。扫描电镜观察发现,工蚁下唇腺腺泡由主导管和分支导管相连,腺泡外侧有神经分布。黑胸散白蚁工蚁有饮水习性,获得的水贮存在下唇腺囊内。【结论】黑胸散白蚁不同品级个体间,蚁后的下唇腺最发达,有翅成虫的下唇腺也比较发达,说明蚁后除行使生殖职能外,还承担交哺育幼等职能。黑胸散白蚁工蚁有饮水习性,下唇腺囊有贮水功能。

关键词:黑胸散白蚁;下唇腺;解剖形态;扫描电镜观察;工蚁饮水习性

中图分类号: Q964 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2019)01-0117-07

Anatomical and scanning electron microscopy observation of the labial gland of *Reticulitermes chinensis* (Isoptera: Rhinotermitidae)

WANG Yi¹, JI Bao-Zhong^{1,*}, LIU Shu-Wen^{2,*}, XU Li-Jun¹, XIONG Jia-Xin¹(1. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. The Administration Bureau of Dr. Sun Yat-sen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: [Aim] To study the anatomical structure of the labial gland of *Reticulitermes chinensis* and its differentiation in individuals of different castes so as to provide a reference for further exploring the mechanism of stomodeal trophallaxis and caste differentiation. [Methods] The anatomical structure of the labial gland of *R. chinensis* and its differentiation among individuals of different castes were observed by microdissection, the structure and nerve innervation of the labial gland of worker were observed by scanning electron microscope, and the drinking water habit of workers and the water storage function of the labial gland reservoir were investigated by water drinking test. [Results] The labial gland of *R. chinensis* consists of a pair of symmetrical structures, each consisting of a labial glandular acinus, a labial gland reservoir and relevant ducts. Each side duct respectively opens at the base of the hypopharynx. The labial gland of the termite queen was the most developed among various castes. The four parameters, *i. e.*, the sizes of the labial gland and the labial gland reservoir, the size of acinus and the number of acini

基金项目:南京林业大学南方现代林业协同创新中心资助项目;教育部高等学校博士学科点专项科研基金项目(20123204110001);江苏省自然科学基金项目(BK2012816);南京市建委、中山陵园管理局资助课题(201409);江苏省农业科技自主创新项目(CY(16)1005)

作者简介: 王怡, 女, 1993 年 3 月生, 山西大同人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生理生化, E-mail: 1053267339@ qq. com

^{*}通讯作者 Corresponding authors, E-mail: jbz9885@ njfu. edu. cn; liushuwen2006@163. com

in labial gland, of termite queen were significantly higher than those of other castes of individuals. The labial gland of soldier, worker and alate were also rather developed, but the differences in the above four parameters among them were not significant. Revealed by scanning electron microscope, the acini of the labial gland of workers are connected by branch ducts and common ducts, and the nerves are distributed on the lateral side of the acini. Workers had the ability to drink water, and the obtained water was stored in the labial gland reservoir. [Conclusion] Among different castes, the termite queen of *R. chinensis* has the most developed labial gland, and the alate also has rather developed labial gland, suggesting that in addition to performing reproductive function, the termite queen also undertakes other jobs such as stomodeal trophallaxis and breeding larva. *R. chinensis* workers have the ability to drink water, and the labial gland reservoir has the function of storing water.

Key words: *Reticulitermes chinensis*; labial gland; anatomical morphology; scanning electron microscopy observation; drinking water habit for workers

白蚁下唇腺是具有复杂功能的腺体,存在于不 同种类白蚁的各品级个体中(Czolij and Slaytor, 1988: Costa-Leonardo and Haifig, 2010)。 白蚁下唇 腺是由胚胎时期下唇节的外胚层内陷分化而成的多 细胞腺体(黄求应, 2006),由1对下唇腺腺泡群 (labial glandular acini)、1 对下唇腺囊(labial gland reservoir)以及相关的导管(duct)组成。下唇腺产生 复杂多样的分泌物,行使不同的生理生态功能,主要 包括营养、防卫、信息及抗菌作用4方面(王怡等, 2018)。其中营养是白蚁下唇腺分泌物的基本功 能,下唇腺分泌液作为口交哺的基本材料,通过交哺 过程实现群体内不同个体间的营养分配。下唇腺分 泌液中的防卫化合物则在格斗撕咬时分泌,通过致 毒、过敏、凝结等过程发挥作用。下唇腺分泌液的信 息功能主要在采食或建筑等群体行为过程中发挥作 用。下唇腺和下唇腺囊使白蚁具有很强的水分摄取 和管理能力,这种能力使白蚁成为干旱荒漠地区土 壤改良、生物富集的先锋物种(王怡等, 2018)。

白蚁下唇腺的早期研究已由 Noirot(1969)进行了归纳和评述,在白蚁下唇腺解剖形态研究方面,对黄颈木白蚁 Kalotermes flavicollis 的下唇腺结构和分泌物的功能研究较为详细;对两种土白蚁 Odontotermes redemanni和 O. magdalenae 兵蚁的下唇腺囊结构和功能也进行了报道。此后,Watson等(1971)、Reinhard 和 Kaib等(1995)及 Grube等(1997)分别对莫桑比克草白蚁 Hodotermes mossambicus 和油梨长鼻白蚁 Schedorhinotermes lamanianus下唇腺及下唇腺囊结构的研究,不仅查明这些种类下唇腺解剖构造,还为相关研究提供了模式参考(Billen et al., 1989)。而 Czolij 和 Slaytor (1988)及 Billen等(1989)分别对达尔文澳白蚁

Mastotermes darwiniensis 和非洲大白蚁 Macrotermes bellicosus 下唇腺超微结构的研究,则完成了下唇腺分泌细胞的功能类型划分。2000 年以来,Šobotník和 Weyda (2003)对简单原鼻白蚁 Prorhinotermes simplex 的研究则进一步查明了下唇腺腺泡的超微结构;杨天赐(2004)、黄求应(2006)及 Gallagher (2010)也分别对黑翅土白蚁 Odontotermes formosanus 和黄肢散白蚁 Reticulitermes flavipes下唇腺及下唇腺囊的解剖形态和超微结构进行了研究。

黑胸散白蚁 Reticulitermes chinensis 是我国长江流域及其以北诸省(40°N以南)的重要害虫之一,对建筑物、木制品以及纤维制品等有很大的危害(尉吉乾等,2010)。研究黑胸散白蚁下唇腺的解剖构造及其在不同品级个体中的分化,不仅可以明确散白蚁下唇腺的构造与功能特点,为危害治理提供思路;也可为进一步探究黑胸散白蚁的交哺机制和品级分化机理提供参考(徐立军等,2016)。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

黑胸散白蚁 R. chinensis 工蚁、兵蚁、幼蚁和补充生殖蚁型蚁后的采集:在南京林业大学北大山树木园寻找蚁蚀木段,发现白蚁后初步判断白蚁种类,将蚁蚀木段包裹带回实验室,劈开并放到铁托盘上拍打,将收集的工蚁、兵蚁、幼蚁和蚁后放入底部衬有1层湿滤纸的培养皿(直径15 cm)内。利用蔡司体视显微镜(Stereo Discovery V20)进行镜检,根据兵蚁形态特征来鉴定黑胸散白蚁的种类。幼蚁龄期的划分参照潘演征等(1990)的方法,实验时选取3龄幼蚁作为材料。采集的个体置于滤纸保湿的培养

皿内,25℃、相对湿度80%、黑暗环境条件下饲养待测,期间在培养皿内滴加适当水分以保持滤纸湿润。

有翅成虫的采集:2017 年 4 月下旬,在南京林业大学北大山树木园采集获得未分飞的长翅生殖蚁蚁蚀木段,实验室劈木收集,在体视显微镜下镜检同巢兵蚁和长翅生殖蚁特征以鉴定种类后,将长翅生殖蚁装袋,-80℃保存备用。

1.2 下唇腺的解剖和测量

参照黄求应(2006)和张新慰(2015)的方法并修改。将1.1 节收集的黑胸散白蚁不同品级健康的供试昆虫个体用蒸馏水洗3次,蜡盘固定,加入林格氏液(NaCl 6.5 g/L, NaHCO₃ 0.2 g/L, KCl 0.14 g/L, NaH₂PO₄ 0.01 g/L)至浸没虫体,体视显微镜(Leica EZ4 HD)下解剖观察下唇腺的构造。用解剖针将下唇腺与其他组织分离,获得成对的下唇腺。将解剖获得的下唇腺置于蔡司体视显微镜下拍照和测量。腺泡群长是指每侧该腺泡群最长部位两端之间的距离,宽是指腺泡群最宽处两侧之间的距离;下唇腺囊长是指囊导管、囊体交接处到囊末端的距离,囊宽是指下唇腺囊最宽部位之间的距离。供解剖的有翅成虫为-80℃保存的标本,解剖前将保存的标本冰浴解冻后,再按上述程序进行蒸馏水冲洗及后续解剖操作。

1.3 扫描电镜观察

取1.1 节收集的健康黑胸散白蚁工蚁,按照1.2 节的方法解剖获得下唇腺,将下唇腺用2.5%戊二醛前固定,磷酸缓冲液冲洗3次;1%饿酸后固定,磷酸缓冲液冲洗3次;再分别用30%,50%,70%,90%和100%的乙醇梯度脱水,每次20 min,其中100%的乙醇脱水2次。脱水后的样品放入干燥篮,临界点干燥仪干燥3~5 min。将干燥好的样品用导电胶粘在样品台上,用离子溅射仪喷金处理后,在FEIQuanta 200 环境扫描电镜下观察、拍照。

1.4 工蚁饮水后下唇腺囊体积变化

取 4 个直径为 15 cm 的培养皿,在培养皿中间分别放入一个重量约为 0.050 g 棉球,在其中 3 个培养皿中的棉球上加水 400 μL,另一培养皿中的棉球不加水,作为对照。在每个培养皿中放入 10 头健康、体型大小相近、已在干燥环境下饲养 3 d 的工蚁。培养皿加盖后再用保鲜膜包裹封闭,置于25℃、相对湿度 80%、黑暗环境条件下饲养。12 h后取出工蚁在体视显微镜(Leica EZ4 HD)下解剖,利用蔡司体视显微镜测量下唇腺囊的大小,统计每个培养皿中工蚁下唇腺囊膨大的比例。

1.5 数据分析

下唇腺腺泡群、腺泡以及下唇腺囊的测量值和腺泡数量所采集的数据采用 SPSS 22.0 中的 Duncan 氏多重比较法进行差异显著性比较,在 0.05 水平上表示差异显著,在 0.01 水平上表示差异极显著。

2 结果

2.1 黑胸散白蚁下唇腺的解剖结构与形态

黑胸散白蚁工蚁的 1 对下唇腺无色透明、左右对称。每一下唇腺由 1 个下唇腺腺泡群、1 个下唇腺囊及相关的导管组成(图 1)。腺泡群一般位于体腔的中胸和后胸部位;当工蚁饮水后,下唇腺囊膨大,可伸达第 5 腹节。每侧下唇腺的导管自舌的基部开口向后延伸约 0.34 mm 后出现分支,一支通向下唇腺囊,另一支通向下唇腺腺泡群。下唇腺组成部分测量平均值如下:下唇腺囊导管长 1.17 mm,下唇腺腺泡群导管长 0.94 mm。工蚁下唇腺腺泡群整体长 491.60 μm,宽 329.19 μm。每一下唇腺腺泡群约由 20 个呈葡萄状的卵圆形腺泡组成,每个腺泡长 123.88 μm,腺泡宽 91.16 μm。下唇腺囊未膨大时长 386.50 μm,宽 220.44 μm。当工蚁饮水后,下唇腺囊膨大长 606.33 μm,宽 331.21 μm。

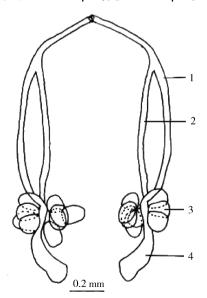


图 1 黑胸散白蚁工蚁下唇腺解剖形态

Fig. 1 The anatomic morphology of the labial gland of Reticulitermes chinensis workers

1: 下唇腺囊导管 Duct of labial gland reservoir; 2: 下唇腺腺泡群导管 Duct of labial glandular acini; 3: 下唇腺腺泡群 Labial glandular acini; 4: 下唇腺囊 Labial gland reservoir.

在扫描电子显微镜下,黑胸散白蚁工蚁的下唇 腺腺泡呈卵圆形,多个腺泡呈葡萄状堆积(图2: A),腺泡表面有直径约 7.45 μm 的凹陷(图 2; C),可能由构成腺泡的壁细胞(parietal cell)在样本处理过程中凹陷而成。黑胸散白蚁的下唇腺属于腺泡囊

型,每个腺泡分别经分支导管与总导管相连(图 2: B)。在腺泡之间还可见支配腺泡细胞分泌活动的神经(图 2: B)。

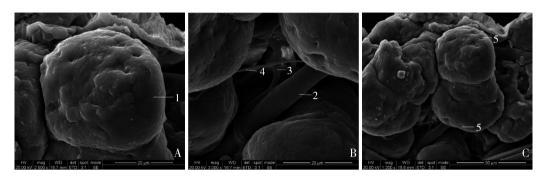


图 2 黑胸散白蚁工蚁下唇腺的扫描电镜形态

Fig. 2 Morphology of the labial gland in *Reticulitermes chinensis* workers observed under scanning electron microscopy 1: 下唇腺腺泡 Acinus of labial gland; 2: 下唇腺总导管 Common duct of the labial gland; 3: 下唇腺分支导管 Branch duct of the labial gland; 4: 腺泡支配神经 Innervating nerve of acini; 5: 可能由壁细胞收缩形成的凹陷 A pit probably formed by the contraction of parietal cells.

2.2 黑胸散白蚁不同品级个体下唇腺解剖形态变化

工蚁的下唇腺腺泡饱满,下唇腺腺泡导管分化明显(图3:A);当工蚁饮水后,下唇腺囊膨大,呈椭圆形,内部充满无色透明液体(图3:F)。兵蚁的下唇腺发育完整,腺泡之间分明,下唇腺腺泡管分化明

显,腺泡个体比工蚁略大(图3:B)。有翅成虫的下唇腺发达,腺泡管清晰可见,腺泡数量较多(图3:C)。3龄幼蚁的下唇腺发育相对完整,腺泡管分化明显,但腺泡之间的界限不明显,腺泡也较小(图3:D)。蚁后的下唇腺发达,腺泡较大(图3:E)。

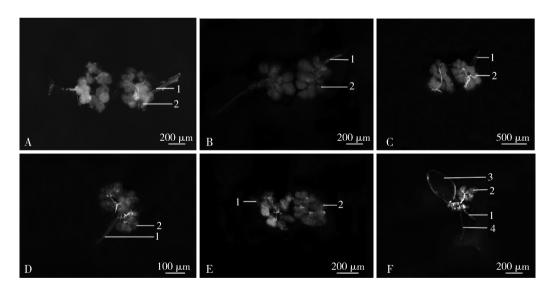


图 3 黑胸散白蚁不同品级个体下唇腺解剖形态

Fig. 3 Anatomic morphology of the labial gland in individuals of different castes of *Reticulitermes chinensis* A: 工蚁 Worker; B: 兵蚁 Soldier; C: 有翅成虫 Alate adult; D: 3 龄幼蚁 3rd instar larva; E: 蚁后 Termite queen; F: 饮水后的工蚁 Worker after drinking water. 1: 下唇腺腺泡群导管 Duct of labial glandular acini; 2: 下唇腺腺泡群 Labial glandular acini; 3: 下唇腺囊 Labial gland reservoir; 4: 下唇腺囊导管 Duct of labial gland reservoir.

2.3 黑胸散白蚁不同品级个体下唇腺腺泡群大小、 腺泡大小及数量比较

2.3.1 下唇腺腺泡群大小分化:不同品级个体下唇腺腺泡群长、宽测量结果如表 1。下唇腺腺泡群长度以 3 龄幼蚁的最短,蚁后的最长,长度大小顺序:

蚁后>有翅成虫>工蚁>兵蚁>3 龄幼蚁。下唇腺腺泡群宽度以3龄幼蚁的最窄,蚁后的最宽,宽度大小顺序与长度的顺序相同,也为蚁后>有翅成虫>工蚁>兵蚁>3 龄幼蚁。因此,在解剖的5类个体中,蚁后的下唇腺腺泡群最发达,其次为有翅成虫、

工蚁、兵蚁,3龄幼蚁的腺泡群可能尚未完全发育。
2.3.2 下唇腺腺泡大小分化:从下唇腺腺泡宽度看(表1),3龄幼蚁的腺泡宽度最小,蚁后的腺泡宽度最大。工蚁、兵蚁、有翅成虫三者之间腺泡宽度没有显著性差异(P>0.05),但兵蚁的腺泡宽度略大于工蚁和有翅成虫的。下唇腺腺泡宽度大小顺序:蚁后>兵蚁>工蚁>有翅成虫>3龄幼蚁。从下唇腺腺泡长度看,3龄幼蚁的腺泡最短,蚁后的腺泡最长。兵蚁腺泡长度略大于工蚁,但两者之间并无显著差异(P>0.05)。下唇腺腺泡长度大小顺序:蚁后>兵蚁>工蚁>有翅成虫>3龄幼蚁。在所解剖

的5类个体中,腺泡长、宽的大小顺序相同,说明蚁

后下唇腺的腺泡最大,兵蚁、工蚁、有翅成虫下唇腺的腺泡大小差异不显著,3 龄幼蚁的腺泡最小。

2.3.3 下唇腺腺泡数量:所解剖不同品级个体下唇腺腺泡数量统计结果如表 1。3 龄幼蚁的腺泡数量最少,约为 18 个;蚁后的腺泡数量最多,约为 35 个;兵蚁的腺泡数量约为 23 个,工蚁的腺泡数量约为 20 个,兵蚁的腺泡数量略多于工蚁,但两者之间没有显著性差异(P>0.05)。有翅成虫的腺泡数量约为 26 个,略大于兵蚁和工蚁的腺泡数量,但与兵蚁、工蚁之间也没有显著性差异(P>0.05)。由此得出黑胸散白蚁不同品级下唇腺腺泡数量的多少顺序为:蚁后>有翅成虫>兵蚁>工蚁>3 龄幼蚁。

表 1 黑胸散白蚁不同品级个体下唇腺腺泡群的测量结果

Table 1 Measurement results of the labial glandular acini in individuals of different castes of Reticulitermes chinensis

品级 Castes	腺泡群长(μm) Length of glandular acini	腺泡群宽(μm) Width of glandular acini	腺泡数量 Number of acini in labial gland	腺泡宽(μm) Width of acinus in labial gland	腺泡长(μm) Length of acinus in labial gland
工蚁 Worker	491.60 ± 55.87 bAB	$329.19 \pm 56.76 \text{ beB}$	20.44 ± 3.21 beB	91.16 ± 8.95 bB	123.88 ± 17.48 aA
兵蚁 Soldier	$430.03 \pm 53.11 \text{ eBC}$	$320.89 \pm 57.27~{\rm bcB}$	$23.75 \pm 6.50 \mathrm{beB}$	93.84 \pm 20.43 bB	$128.28 \pm 26.34 \text{ aA}$
有翅成虫 Alate adult	$506.98 \pm 69.80 \text{ bAB}$	$347.02 \pm 28.21 \text{ bB}$	$26.50 \pm 3.95 \text{ bAB}$	$82.70 \pm 14.78 \text{ bB}$	$102.34 \pm 20.02 \text{ bB}$
3 龄幼蚁 3rd instar larva	$364.47 \pm 24.89 \text{ dC}$	$259.85 \pm 47.22 \text{ cB}$	$18.00 \pm 2.65 \text{ cB}$	$58.22 \pm 13.37 \text{ eC}$	$87.30 \pm 25.95 \text{ bB}$
蚁后 Termite queen	$583.94 \pm 17.69 \text{ aA}$	495.23 ± 108.89 aA	$35.33 \pm 10.60 \text{ aA}$	$109.67 \pm 26.72 \text{ aA}$	$138.00 \pm 38.32 \text{ aA}$

表中数据工蚁、兵蚁和 3 龄幼蚁为 10 次重复的平均值,有翅成虫和蚁后为 3 次重复的平均值;同列数据后标有不同小写和大写字母分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著(Duncan 氏多重比较法)。表 2 同。Data of the worker, the soldier and the 3rd instar larva are from 10 replicates and those of the alate adult and the termite queen are from 3 replicates. Data followed by different lowercase and capital letters in the same column indicate significant difference at α = 0.05 and 0.01 level, respectively (Duncan's multiple comparison). The same for Table 2.

2.4 黑胸散白蚁不同品级个体下唇腺囊大小分化

不同品级个体下唇腺囊大小测量结果如表 2。3 龄幼蚁的下唇腺囊宽度最小,蚁后的最大。有翅成虫、工蚁的下唇腺囊宽度都大于兵蚁,但三者之间没有显著性差异(P>0.05)。所解剖个体下唇腺囊宽度大小顺序:蚁后>工蚁>有翅成虫>兵蚁>3

龄幼蚁。不同品级个体下唇腺囊长度变化与宽度类似,3龄幼蚁的下唇腺囊最短,蚁后的最长。有翅成虫、工蚁的下唇腺囊长度都大于兵蚁,但三者之间没有显著性差异(P>0.05)。下唇腺囊长度大小顺序:蚁后>工蚁>有翅成虫>兵蚁>3龄幼蚁。

表 2 黑胸散白蚁不同品级个体下唇腺囊的测量结果

Table 2 Measurement results of the labial gland reservoir in individuals of different castes of Reticulitermes chinensis

品级 Castes	下唇腺囊宽(μm) Width of the labial gland reservoir	下唇腺囊长(μm) Length of the labial gland reservoir
工蚁 Worker	220.44 ± 5.23 abAB	386.49 ±1.03 bB
兵蚁 Soldier	$182.23 \pm 41.02 \text{ bcB}$	346.71 ±7.64 bB
有翅成虫 Alate adult	$194.88 \pm 3.46 \text{ bcB}$	$364.27 \pm 42.48 \text{ bB}$
3 龄幼蚁 3rd instar larva	$150.09 \pm 1.75 \text{ eC}$	287.27 ±11.25 eC
蚁后 Termite queen	$261.88 \pm 0.62 \text{ aA}$	$540.39 \pm 10.94 \text{ aA}$

2.5 黑胸散白蚁工蚁饮水和下唇腺囊贮水能力

对处理与对照组的供试工蚁进行全样本解剖发现,黑胸散白蚁工蚁有饮水习性,饮水之后,下唇腺囊明显膨大(图3:F)。3个处理组中下唇腺囊膨大

的工蚁头数分别为3,3和4头,对照组中工蚁的下唇腺囊没有膨大。说明在12h期间,以吸水棉球作为水源,约有30%~40%的工蚁有饮水活动。上述10头发生饮水活动的工蚁,下唇腺囊长度大小范围

453.21~712.44 μm; 平均 606.33 μm; 而未进行饮水活动工蚁下唇腺囊长为 386.49 μm(表 2), 饮水后下唇腺囊长扩大约 1.57 倍; 下唇腺囊宽度大小范围 298.35~354.17 μm, 平均 331.21 μm, 与未饮水的 220.44 μm 相比, 宽度扩展约 1.50 倍。饮水后下唇腺囊长度的扩展略大于宽度。由于白蚁取水后需要经过嗉囊转移到下唇腺囊并在下唇腺囊内贮存备用, 取水到转移贮存的完成还需要一段时间, 因此这些个体实际取水发生的时间应该低于 12 h, 很可能在试验开始后数小时即已发生。实验结果还表明,即使在小群体人工饲养环境下, 工蚁也会进行饮水活动, 说明饮水在黑胸散白蚁生活中占有较为重要的地位。

3 讨论

3.1 黑胸散白蚁下唇腺的构造特点

黑胸散白蚁下唇腺的基本构造与其他白蚁的下 唇腺相似,由1对下唇腺腺泡群、1对下唇腺囊及对 应的导管组成。但腺泡群导管与下唇腺囊导管的连 接方式与其他白蚁不同,一侧的腺泡群导管与下唇 腺囊导管汇合为一条中导管,然后两侧的中导管直 接开口于口腔舌基部的下方,而不是两侧的中导管 汇合成一条总导管,以单一开孔开口于舌基部的下 方。这种下唇导管连接方式与姬蠊科(Blattellidae) 的连接方式相似(Sutherland and Chillseyzn, 1968), 与黑翅土白蚁的不同(徐立军, 2018)。黑胸散白蚁 工蚁的下唇腺腺泡呈卵圆形,腺泡之间呈葡萄状堆 积,这与黑翅土白蚁的情况类似(黄求应, 2006;徐 立军, 2018);黑翅土白蚁工蚁的腺泡数量约为446 个;每个腺泡的体积也比黑胸散白蚁的大(杨天赐, 2004;徐立军,2018)。即黑翅土白蚁下唇腺总体 上较黑胸散白蚁的发达,这可能与黑翅土白蚁营大 型巢,巢内个体数量远高于黑胸散白蚁,交哺和营巢 对下唇腺水分和营养要求更高有关。白蚁下唇腺的 超微形态比简单原鼻白蚁的研究较为详细,简单原 鼻白蚁的下唇腺的分泌细胞有两类,一类为较大的 中心细胞,另一类为较小的壁细胞。壁细胞成对地 位于中心细胞外缘,壁细胞呈圆锥形,内侧凹陷形成 深腔,与分泌管道相通(Šobotník and Weyda, 2003; 王怡等, 2018)。本研究对黑胸散白蚁工蚁下唇腺 扫描电镜的观察发现,腺泡表面有较为清晰的凹陷, 推测可能是壁细胞内侧空腔在处理过程中凹陷而 成。这种情况与东亚飞蝗 Locusta migratoria menilensis 腺泡构成有一定相似性(崔智芳, 2012)。此外,在黑胸散白蚁工蚁腺泡之间的支配神经与美洲大蠊 Periplaneta americana 的情况类似(Ali, 1997)。但黑胸散白蚁下唇腺超微形态及其神经支配等方面的详细图景还需要进一步研究。

3.2 下唇腺结构分化及其与个体职能的关系

对下唇腺腺泡群大小、腺泡大小及数量、下唇腺 囊大小4个方面的比较表明,在蚁后、有翅成虫、工 蚁、兵蚁、3龄幼蚁之间呈现出较为明显的分化特 点,蚁后的下唇腺腺泡群、腺泡以及下唇腺囊最大, 下唇腺腺泡数量也最多:其次为有翅成虫、工蚁和兵 蚁,三者之间没有显著差异。3龄幼蚁的下唇腺尚 处于未完成发育阶段,体积小,腺泡数量少。下唇腺 是口交哺的重要器官,上述结构特点说明蚁后和有 翅成虫均参与口交哺,即哺育幼蚁的活动。即蚁后 既承担交哺职能,又承担生育职能。不同品级个体 下唇腺发达程度并非仅与口交哺职能相对应,这种 对应关系仅限于承担口交哺"提供者"的个体。如 工蚁主要承担口交哺职能,其下唇腺腺泡群以及腺 泡的形态上都较大。兵蚁下唇腺主要转变为防卫作 用,其发达程度则与防卫能力有关。3龄幼蚁下唇 腺尚未发育成熟,基本不具备作为口交哺"提供者" 的能力,其下唇腺腺泡群大小以及腺泡的大小和数 量,只反映下唇腺的发育状态,与具体职能还没有密 切的对应关系。本实验使用的蚁后体白色,无翅芽 或有微小翅芽,即蚁后是由低龄若虫或工蚁分化形 成的补充生殖蚁,由于其具有发达的下唇腺,表明其 在承担生殖职能的同时,还承担交哺育幼等职能。 即生殖与劳动分化有一定程度的兼顾。这种现象在 原始蚁后以及其他白蚁中是否存在,这种兼职是否 是补充生殖蚁生殖力低于原始蚁后的原因,值得进 一步研究。

一般认为,有翅成虫并不参与原有蚁巢群体的活动,所以有翅成虫并不属于原有蚁巢个体的品级类型(徐立军等,2016)。本研究结果表明,有翅成虫的下唇腺发达,虽然没有显著性差异水平(P>0.05),下唇腺大小、腺泡大小及数量均大于工蚁。有翅成虫较为发达的下唇腺和下唇腺囊功能,应该是在新建巢中才能得以体现。如建巢交配产卵后,需承担筑巢及饲喂初代幼蚁的职能,这些行为都需要下唇腺的参与(Šobotník and Weyda,2003)。兵蚁的下唇腺分泌物和下唇腺囊贮液一般用于防卫,由于防卫物质的加入,下唇腺囊内贮液有时浑浊不透明(Noirot,1969)。但黑胸散白蚁兵蚁下唇腺囊

贮液清澈半透明,与工蚁下唇腺贮液色泽并无明显 区别, 目兵蚁的下唇腺囊较小, 这可能与下唇腺囊内 容物成分差异有关,也可能与黑胸散白蚁的巢群较 小,兵蚁下唇腺分泌的防卫性物质较少有关。与黑 翅土白蚁工蚁相比较(张新慰,2015),黑胸散白蚁 工蚁的下唇腺相对较小。推测这可能与营养及营巢 习性有关,黑翅土白蚁属于高等白蚁,不存在肛交哺 行为,在地下筑大型巢,巢内培植菌圃,工蚁承担的 任务较重,下唇腺较为发达。黑胸散白蚁属于低等 白蚁,同时存在口交哺和肛交哺现象,在木段中筑小 型巢,营养分配和营巢对下唇腺的要求相对较低,下 唇腺相对较小。有报道认为黑胸散白蚁3龄幼蚁下 唇腺的整体形态已经基本发育完整,且口器活动自 如,已具备了工蚁的特征(潘演征等,1990)。本研 究表明,3龄幼蚁下唇腺还没有发育成熟,尚不具有 独立取食和作为口交哺"供体"的能力,即仍然属于 较强依赖性的个体。

3.3 下唇腺囊大小及内部贮液来源

本研究发现,饮水处理后黑胸散白蚁工蚁下唇腺囊显著膨大,说明工蚁具有饮用液态水的能力,这与其他白蚁相关研究结果一致(Becker, 1969)。但自然情况下,黑胸散白蚁在枯枝倒木上营小型巢,并不存在黑翅土白蚁等营大型巢种类专用于取水的"水道"。推测黑胸散白蚁工蚁饮用的可能为叶片、枝头露水等临时水源,这些水源水量不大,也能与黑胸散白蚁小型巢、巢内个体少的习性相适应。

参考文献 (References)

- Ali D, 1997. The aminergic and peptidergic innervation of insect salivary glands. *J. Exp. Biol.*, 200(14): 1941 1949.
- Becker G, 1969. Rearing of termites and testing methods used in the laboratory. In: Krishna K, Weesner FM eds. Biology of Termites. Academic Press, New York and London. 351 – 385.
- Billen J, Joye L, Leuthold RH, 1989. Fine structure of the labial gland in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Acta Zool*. (Stockh.), 70(1): 37-45.
- Costa-Leonardo AM, Haifig I, 2010. Pheromones and exocrine glands in Isoptera. Vitam. Horm., 83: 521 – 549.
- Cui ZF, 2012. Studies on Digestive System Structure and Function of Locusta migratoria menilensis. MSc Thesis, Shanxi University, Taiyuan. [崔智芳, 2012. 东亚飞蝗唾腺和消化道结构与功能的研究. 太原: 山西大学硕士学位论文]
- Czolij RT, Slaytor M, 1988. Morphology of the salivary glands of Mastotermes darwiniensis Froggatt (Isoptera, Mastotermitidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol., 17(3): 207 – 220.
- Gallagher NT, 2010. Structure and Function of Salivary Reservoirs of the Eastern Subterranean Termite, Reticulitermes flavipes (Kollar). PhD Dissertation, The Ohio State University, Columbus, Ohio.

- Grube S, Rudolph D, Zerbst-Boroffka I, 1997. Morphology, fine structure, and functional aspects of the labial gland reservoirs of the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* de Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 26(1): 49 –53.
- Huang QY, 2006. Study on Foraging Behavior and Baiting System for *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae). PhD Dissertation, Huazhong Agricultural University, Wuhan. [黄求应, 2006. 黑翅土白蚁觅食行为学基础及诱杀系统的研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文]
- Noirot CH, 1969. Glands and secretions. In: Krishna K, Weesner FM eds. Biology of Termites. Academic Press, New York and London. 89 123.
- Pan YZ, Liu YZ, Tang GQ, 1990. The establishment and development of colonies in *Reticulitermes chinensis* Snyder. *Acta Entomol. Sin.*, 33(2): 200-206. [潘演征, 刘源智, 唐国清, 1990. 黑胸散白蚁新群体的建立及发展规律. 昆虫学报, 33(2): 200-206]
- Reinhard J, Kaib M, 1995. Interaction of pheromones during food exploitation by the termite *Schedorhinotermes lamanianus*. *Physiol. Entomol.*, 20(3): 266 272.
- Šobotník J, Weyda F, 2003. Ultrastructural ontogeny of the labial gland apparatus in termite *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Arthropod Struct. Dev.*, 31(4): 255 270.
- Sutherland DJ, Chillseyzn JM, 1968. Function and operation of the cockroach salivary reservoir. *J. Insect Physiol.*, 14(1): 21-31.
- Wang Y, Ji BZ, Liu SW, Xu LJ, Jin MX, Wang YZ, 2018. Salivary glands and water management in termites. *Chin. J. Ecol.*, 37(4): 1265 1275. [王怡, 嵇保中, 刘曙雯, 徐立军, 金明霞, 王亚召, 2018. 白蚁唾腺及水分管理. 生态学杂志, 37(4): 1265 1275]
- Watson JAL, Hewitt PH, Nel JJC, 1971. The water-sacs of *Hodotermes mossambicus*. J. Insect Physiol., 17(9): 1705 1709.
- Wei JQ, Mo JC, Xu W, Xie GX, 2010. Advances in research on *Reticulitermes chinensis* (Isoptera: Rhinotermitidae) in China. *Chin. J. Vector Biol. Control*, 21(6): 635-637. [尉吉乾, 莫建初,徐文,谢国雄, 2010. 黑胸散白蚁的研究进展. 中国媒介生物学及控制杂志,21(6): 635-637]
- Xu LJ, 2018. A Study on Caste Differentiation Mechanism of Odontotermes formosanus (Shiraki). MSc Thesis, Nanjing Forestry University, Nanjing. [徐立军, 2018. 黑翅土白蚁品级分化机制的研究. 南京: 南京林业大学硕士学位论文]
- Xu LJ, Ji BZ, Liu SW, Ding F, Wang YZ, 2016. Termite caste and postembryonic development. *Chin. J. Ecol.*, 35(9): 2527 2536.
 [徐立军,嵇保中,刘曙雯,丁芳,王亚召,2016. 白蚁的品级和胚后发育. 生态学杂志,35(9): 2527 2536]
- Yang TC, 2004. Study on the Properties and Purification of Endo-β-1, 4-glucanase from *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae). PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [杨天赐, 2004. 黑翅土白蚁内切-β-1, 4-葡聚糖酶分离纯化及其特性研究. 杭州: 浙江大学博士学位论文]
- Zhang XW, 2015. Researches on Feeding Differentiation among Castes of Odontotermes formosanus (Shiraki). MSc Thesis, Nanjing Forestry University, Nanjing. [张新慰, 2015. 黑翅土白蚁不同品级食性分化研究. 南京:南京林业大学硕士学位论文]